

УДК 532.532.2

## ДИАГНОЗЫ И КЛЮЧИ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ СОСТОЯНИЙ *ADONIS VERNALIS* L. НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ ТАТАРСТАН

*Н.В. Саидова, Е.Л. Любарский*

### Аннотация

На основе проведенных исследований, а также на базе описанного в литературных источниках онтогенеза *Adonis vernalis* L. впервые разработаны диагнозы и ключи онтогенетических состояний данного вида на территории Республики Татарстан только по надземным побегам, без учета подземных органов, что очень важно при изучении ценопопуляций редких и охраняемых видов растений. *Adonis vernalis* L. – охраняемый вид в Республики Татарстан.

**Ключевые слова:** онтогенез, ценопопуляция, дерновина, прегенеративные, генеративные и постгенеративные особи.

---

### Введение

Объектом нашего исследования является *Adonis vernalis* L. (горичвет весенний). Это степное растение. Его характерной особенностью является то, что он ареологически приурочен к лесостепной зоне территории Республики Татарстан (РТ), однако встречается по склонам южной экспозиции и в северных районах РТ на остепненных участках. В зоне хвойно-широколиственных лесов на территории РТ отмечены вкрапления экстразональной растительности в виде степных фитоценозов, поэтому большинство мест его произрастания взято под охрану. Здесь организованы особо охраняемые природные территории.

В течение нескольких лет (2002–2007 гг.) нами ведутся исследования популяций как на охраняемых территориях (памятники природы – Кликовский склон, Эстачинский, Янга-Салинский), так и на неохраняемых.

Материал был собран в районах с разными климатическими и экологическими условиями: Балтасинский, Арский, Высокогорский, Верхнеуслонский, Апатовский, Дрожжановский, Бавлинский, Бугульминский. Исследования проводились на склонах разных экспозиций. Было изучено 30 ценопопуляций.

Онтогенез *A. vernalis* исследовался в соответствии с концепцией дискретного его описания Т.А. Работновым [1], А.А. Урановым [2, 3], в «Ценопопуляциях растений» [4–7]. Первые опубликованные описания онтогенеза принадлежат А.П. Пошкурлат [8–11], Н.П. Строковой [12–16], Н.П. Строковой, Е.В. Акшенцеву [17]. В Центрально-Черноземном государственном заповеднике изучением онтогенеза *A. vernalis* занимались Н.А. Цибанова с коллегами [18].

В связи с тем, что на территории РТ данный вид включен в список редких и уязвимых видов [19, с. 732], основным направлением наших исследований

являлось изучение онтогенеза, популяционной структуры и составление диагнозов и ключей онтогенетических групп *A. vernalis* по надземным побегам без использования подземных органов.

### 1. Результаты и обсуждение

Определить критерии онтогенетических состояний мы попытались на основе собственных исследований и работ, проведенных Н.И. Цибановой [18] в Центрально-Черноземном государственном заповеднике, а также классических работ по изучению онтогенетической структуры растений [20]. Известно, что *A. vernalis* размножается семенным путем, затем образуются прегенеративные побеги, отличающиеся числом порядков осей и формой листьев, и, наконец, формируется дерновина. После первого цветения *A. vernalis* начинается формирование дерновины, которая характерна для генеративных и субсенильных особей. Однако наряду с дерновинными экземплярами вида, встречаются и отдельно цветущие особи, состоящие из одного побега.

Наращение дерновины идет сначала в двух противоположных направлениях [21], и такое растение принимает продолговатую форму. Затем в результате образования боковых ответвлений дерновина разрастается в различных направлениях, и растение принимает почти круговую форму, к тому же характер развития дерновины *A. vernalis* изменчив в зависимости от местообитания. Ряд авторов: А.П. Пошкурлат, Н.П. Строкова, Е.В. Акшенцев [11, 16, 17], изучающих популяции *A. vernalis* в степных сообществах, отмечают, что молодые генеративные особи состоят из 2–4 побегов. Однако нами в ценопопуляциях северо-восточных и северо-западных районов РТ (в лесной зоне) отмечались молодые генеративные особи, представленные одиночными побегами, причем их число составляет 20–30% от общего количества молодых генеративных особей. По-видимому, это обусловлено сокращением онтогенеза в неблагоприятных климатических условиях (более низкие среднегодовые и средние летние температуры) лесной зоны.

Генеративное онтогенетическое состояние связано с появлением и разрастанием дерновины. Нами были изучены различные типы форм растения исследуемого вида. Под типом мы понимали форму растения, его диаметр, количество побегов в нем, соотношение цветущих и нецветущих побегов. Форма дерновины, равно как и численность побегов и соотношение цветущих и нецветущих особей, «ломаность» растения, может служить основным критерием выделения генеративных стадий (молодых, средневозрастных, старых). Под «ломаностью» мы понимаем некую проплевину между побегами в центре у основания растения, образованную за счет отмирания центральной части корневища.

На основе наших исследований (2002–2007 гг.) были подготовлены ключи и диагнозы определения онтогенетических состояний изучаемого вида (рис. 1).

**Этап проростков (р).** Проростки – небольшие растения с двумя семядольными листьями. Семядоли вначале узкие, плотно сложенные. Затем они приобретают овальную и даже округлую форму (7 × 5 мм или 7 × 7 мм). Первый ассимиляционный лист имеет черешок 2–2.5 см с расширенным влагалищем. Пластинка листа трижды пальчатоперисторассеченная. Корневые волоски на главном корне расположены группами. Абсолютный возраст проростков, по нашим наблюдениям, всего 2–3 недели, если прорастание весеннее. При осеннем

прорастании (сентябрь – октябрь), как отмечает Пошкурлат [8, 11], продолжительность жизни 10 месяцев.

**Ювенильный этап (*j*).** Особи представлены однопобеговым растением, на котором имеются две пленчатые чешуи, а выше располагаются четыре ассимиляционных листа, размер которых увеличивается акропетально. Междоузлия побега удлиненные, особенно два первых, достигающих 3–4 мм. Размер ассимиляционных листьев уменьшается акропетально. Таким образом, самые крупные листья расположены в средней части побега. Они сидячие пальчатоперисторассеченные на узкие доли.

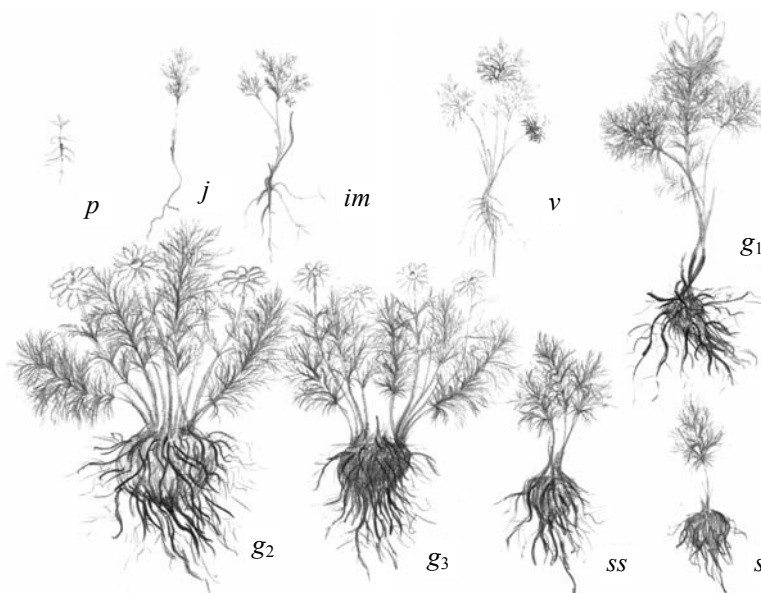


Рис. 1. Виды онтогенетических состояний *A. vernalis*

Побеги ювенильных растений высотой до 20–25 см. Главный корень достигает длины 20–25 см, а боковые корни 10–15 см. В природных условиях возраст ювенильных экземпляров колеблется от 3 до 20 лет [11].

**Имматурный этап (*im*).** Ось первого порядка достигает 20–23 см. Появляются оси второго порядка, которые короче главной оси, но с возрастом постепенно перерастают ее. Наиболее крупные листья расположены в средней части оси первого порядка.

Дольки листьев шире, чем у взрослых экземпляров, достигают 1.2 мм. Анатомическое строение у них такое же, как у взрослых особей [10]. Главный корень еще сохраняется. В имматурном состоянии растение может находиться несколько лет, что напрямую связано с экологическими условиями мест его обитания.

**Виргинильный этап (*v*).** Растения данной стадии выделяются трудно. Отмечается увеличение общего объема растения, размеров листочков и число осей второго порядка. Первичная корневая система отмирает к концу виргинильного периода.

У **молодых генеративных растений (*g<sub>1</sub>*)** начинается процесс формирования корневища, имеющего грушевидную форму. Длина корневища 2–3.5 см, диаметр 0.7–1 см. Начинается ветвление корневищ, наступает процесс дерновинообра-

зования. Данные экземпляры могут быть представлены одним побегом или несколькими, состоящими из 2–5 побегов, из которых цветущими бывает только один, редко два. Первый цветок появляется на оси первого порядка. Часто он недоразвитый и в первый год не образуют плодов.

У молодых генеративных экземпляров увеличивается число осей второго порядка, образуются оси третьего порядка. На главной оси сокращается число ассимиляционных листьев.

Продолжительность восходящего этапа развития в генеративном периоде составляет в среднем 10–15 лет [11, 17].

**Средневозрастные генеративные растения *A. vernalis* ( $g_2$ ).** Побеги особи расположены компактно. Имеет правильную округлую форму (рис. 1), диаметр его основания в среднем 15–20 см, иногда до 40 см. Такие растения имеют максимальные показатели. Общее количество побегов варьирует от 6 до 20 и зависит от экологических условий, состояния особей *A. vernalis* и ценопопуляции в целом, причем цветущих побегов насчитывается от 50% до 100%.

Отдельные побеги несут до 7 осей второго порядка, их высота колеблется от 30–65 см, образуются оси третьего порядка, очень редко – четвертого порядка. Количество листьев на осях второго порядка достигает от 32 до 35. Диаметр цветка на главной оси составляет 5–6 см, количество плодов – 60–70 шт.

Корневища сильно разветвлены. На более крупных ветвях корневищ образуются мощные побеги, на тонких ветвях – слабые. Из нижних, более слабых почек возобновления раньше других развиваются вегетативные побеги. Этап максимального развития предположительно соответствует возрасту 40–50 лет [11].

**Старые генеративные растения *A. vernalis* ( $g_3$ )** имеют эллипсовидную форму с «проплешиной» в центре до 20 см (рис. 1). Центральные участки корневища разрушаются. Уменьшается общее число побегов, высота побегов (40–47 см) и число осей третьего порядка до 1–3, затем они полностью исчезают; позже перестают развиваться оси второго порядка. Уменьшается число цветков: раньше всего становятся вегетативными верхние оси второго порядка, затем нижние. Дольше всех образуют цветки оси второго порядка в средней части главного побега. В дальнейшем цветущими остаются только оси первого порядка. Размер цветков сокращается до 2–3 см в диаметре, образуется меньше плодов. В средней части экземпляра появляются слабые вегетативные побеги.

С возрастом длина осей второго порядка уменьшается до 15 см, число листьев на них также сокращается до 10–12, а главная ось, наоборот, удлиняется до 30–38 см, число листьев увеличивается до 7–8. В подобном растении в среднем от 6 до 9 побегов, количество цветущих снижается от 5 до 3 побегов, иногда до 1. Снижается и диаметр особи вида, он становится более рыхлым.

**Субсенильный этап растений *A. vernalis* ( $ss$ ).** Величина особи в диаметре варьирует от 20 до 30 см. Побеги низкорослые, 16–25 см, редко 35 см, они разветвлены только до осей второго порядка. Центральная часть корневища разрушена. Последние корневища обычно короткие (14–17 см). Корни тонкие и их мало, в среднем 12–17 на один побег.

**Сенильные растения ( $s$ )** встречаются крайне редко. У них один вегетативный побег ювенильного типа, высота которого 10–15 см. Нам встречались особи всего 5–6 см высотой с одним корнем. Стержневой корень отсутствует.

Табл. 1

Диагнозы и ключи определения онтогенетических групп *A. vernalis*

1.	Растения представлены только вегетативными побегами.....	<b>2</b>
0.	Растения имеют вегетативные и генеративные побеги.....	<b>7</b>
2.	Семядольные листья живые, зеленые.....	<b>проростки</b>
0.	Семядольные листья не сохраняются.....	<b>3</b>
3.	Растение представлено только осью первого порядка, высотой до 20 см с сидячими ассимиляционными листьями. Самые крупные листья расположены в средней части побега.....	<b>ювенильные</b>
0.	Главный побег имеет оси второго порядка.....	<b>4</b>
4.	Дольки листьев шире, чем у взрослых экземпляров. Наиболее крупные листья расположены в средней части оси первого порядка.....	<b>имматурные</b>
0.	Оси второго порядка длиннее главной оси.....	<b>5</b>
5.	Первичная корневая система молодая, не разрушающаяся.....	<b>виргинильные</b>
0.	Корневище старое, с разрушающимся центральным участком.....	<b>6</b>
6.	Побеги низкорослые, высотой 16–25 см, разветвлены до осей второго порядка и расположены на периферии корневища, отсутствуют цветущие. Центральная часть корневища разрушена. «Ломаность» дерновины достигает 20–23 см.....	<b>субсенильные</b>
0.	Растение одиночное, стержневой корень отсутствует.....	<b>сенильные</b>
7.	Генеративных побегов 1–2 (редко 4–5). Число листьев на главной оси до 5–6 шт. Имеются оси третьего порядка.....	<b>молодые генеративные</b>
0.	Растение имеет компактную форму.....	<b>8</b>
8.	Число генеративных побегов в особи преобладает над вегетативными, общее число варьирует от 9 до 20 побегов. Корневище растет в толщину и имеет плотную сердцевину.....	<b>средневозрастные генеративные</b>
0.	Число генеративных побегов в растении сокращается, преобладают вегетативные, общее число варьирует от 5–11, в среднем около 6–9. Сердцевина корневища разрушена. Высота главного побега почти равна высоте осей второго порядка. Дерновина имеет округлую форму с «проплешинной» в середине до 20 см.....	<b>старые генеративные</b>

Часто в условиях угнетения на сухих склонах и пастбищах (на юге РТ) с интенсивной нагрузкой либо в неблагоприятных климатических условиях (на севере РТ) особи горлицы весеннего всю жизнь развивают только один побег. Обычно у них сильно затягивается виргинильный период: генеративный период непродолжителен, после чего однопобеговые растения долго существуют в сенильном состоянии. Возможно, что многие экземпляры после вегетативного периода сразу переходят в сенильный этап своего развития.

Продолжительность жизни *A. vernalis* в значительной степени определяется характером вегетативного возобновления. По некоторым данным общая продолжительность онтогенеза достигает 150 лет. В исследованных (30) ценопопуляциях *A. vernalis* были выделены следующие группы онтогенетических состояний: проростки, ювенильные, имматурные, виргинильные, молодые генеративные, средневозрастные (зрелые) генеративные, стареющие генеративные и старые (сенильные).

В первые годы роста *A. vernalis* образует только вегетативные побеги, генеративные побеги появляются лишь на 5–6-й год и более, в зависимости от экологических условий, жизненного состояния особей *A. vernalis* и степени угнетенно-

сти мест его произрастания. На основе собранного материала нами предлагаются ключи и диагнозы определения онтогенетических групп *A. vernalis* (табл. 1).

### Заключение

Молодые особи (прегенеративные и молодые генеративные) характеризуются наибольшей интенсивностью разрастания корневища и отсутствием обособления его отдельных ветвей, цветущих побегов еще мало. Зрелые генеративные особи характеризуются мощной дерновиной, в которой, однако, уже начинаются процессы отмирания отдельных ветвей корневища, число цветущих побегов максимально. Старым генеративным особям присуще преобладание процесса разрушения дерновины над процессом ее разрастания и распад дерновины на отдельные части. В центре дерновины образуется довольно большая «плешь» вследствие отмирания корневищ. Для постгенеративных особей характерно прекращение процесса разрастания дерновины, происходит только процесс разрушения, который в конечном итоге приводит к ее гибели.

В целом при исследовании онтогенеза *A. vernalis* в разных климатических условиях на территории лесной и лесостепной зон при различной антропогенной нагрузке (пастьба, сенокос, рекреация, эрозия) было отмечено следующее:

- семенное возобновление *A. vernalis* происходит непрерывно, но неравномерно, варьируя как в различных растительных ассоциациях, так и от года к году;
- характер развития дерновины *A. vernalis* изменчив в зависимости от мест произрастания и может быть обусловлен климатическими, фитоценоотическими и экологическими факторами местообитания, а также антропогенными;
- устойчивость *A. vernalis* в составе травостоя сенокосного и пастбищного участков обусловлена большой продолжительностью жизни его особей, формированием дерновины, а также непрерывным семенным возобновлением.

### Summary

*N.V. Saidova, E.L. Lyubarsky.* Diagnoses and Keys for Ontogenetic Conditions of *Adonis vernalis* L. in the Republic of Tatarstan.

On the basis of own study as well as literary sources describing ontogenesis of *Adonis vernalis* L., diagnoses and keys for ontogenetic conditions of the kind in Tatarstan Republic have been worked out on above-ground sprouts solely, not taking into account underground organs. That is of paramount importance for studying cenopopulations of rare and protected kinds of plants. *Adonis vernalis* L. is a protected kind in Tatarstan Republic.

**Key words:** ontogenesis, cenopopulation, tussock, age states of *Adonis vernalis* L.

### Литература

1. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // ТР БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – Л., 1950. – Вып. 6. – С. 7–204.
2. Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяций // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. – М.: Наука, 1967. – С. 3–8.
3. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34.
4. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 217 с.

5. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988. – 181 с.
6. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с.
7. Онтогенетический атлас лекарственных растений / Отв. ред. Л.А. Жукова – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2002. – Т. 3. – 280 с.
8. Пошкурлат А.П. Семенное размножение весеннего горицвета (*Adonis vernalis* L.) // Биол. науки. – 1969. – № 7. – С. 54–60.
9. Пошкурлат А.П. Горицвет: систематика: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – М.: 1973. – 150 с.
10. Пошкурлат А.П. Большой жизненный цикл горицвета весеннего // Раст. ресурсы. – 1975. – Т. 11, Вып. 4. – С. 483–492.
11. Пошкурлат А.П. Род Горицвет – *Adonis* L.: систематика, распространение, биология. – М.: Наука, 2000. – 199 с.
12. Строчкова Н.П. Некоторые данные обследования зарослей горицвета весеннего в Челябинской области // Труды по биологии. – Челябинск: Изд-во ЧГПИ, 1968. – С. 52–62.
13. Строчкова Н.П., Давыдов С.Т. Биохимическая характеристика горицвета весеннего, произрастающего в районах Южного Урала // Раст. ресурсы. – 1970. – Т. 6, Вып. 2. – С. 192–196.
14. Строчкова Н.П. Семенное возобновление горицвета весеннего в условиях Челябинской области // Вопр. биол. растений. – Челябинск: Изд-во ЧГПИ, 1970. – С. 192–196.
15. Строчкова Н.П. Изменение содержания гликозидов в течение большого жизненного цикла развития и по фенофазам // Науч. докл. Высш. шк. Биол. науки. – 1971. – № 12. – С. 70–73.
16. Строчкова Н.П. Эколого-ценологическая приуроченность и характеристика популяции горицвета весеннего в условиях Южного Зауралья: Дис. ... канд. биол. наук. – М., 1971. – 148 с.
17. Строчкова Н.П., Акшенцев Е.В. Онтогенез горицвета весеннего (*Adonis vernalis* L.) // Онтогенетический атлас растений: научное издание / Отв. ред. Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2007. – Т. 5. – С. 163–168.
18. Цибанова Н.А. К биологии горицвета (*Adonis vernalis* L.) // Труды Центрально-Черноземного гос. заповедника им. проф. В.В. Алехина. – 1960. – Вып. 6. – С. 210–222.
19. Красная книга республики Татарстан (животные, растения, грибы) / Глав. ред. А.И. Щеповских. – Казань: Идел-Пресс, 2006. – 830 с.
20. Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В. Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений и ее динамика // Журн. общ. биол. – 1978. – Т. 39. – С. 849–858.
21. Фардеева М.Б., Бирючевская Н.В., Махмутова Л.Ш. Изучение организации популяций Адониса весеннего в различных зональных условиях РТ // Сб. материалов «Экологические, морфологические особенности и современные методы исследования живых систем». – Казань, 2003. – С. 73–79.

Поступила в редакцию  
25.12.08

---

**Саидова Наталья Валерьевна** – аспирант кафедры ботаники Казанского государственного университета.

E-mail: [saidova@mail.ru](mailto:saidova@mail.ru)

**Любарский Евгений Леонидович** – доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники Казанского государственного университета.

E-mail: [Evgeny.Lyubarsky@ksu.ru](mailto:Evgeny.Lyubarsky@ksu.ru)